*Cryptogamie, Mycol. 1986, 7 (2) : 113-147*



# LES ASQUES BITUNIQUÉS DU *LECANIDION ATRATUM* (HEDW.) RABENH. [= *PATELLARIA ATRATA* (HEDW.) FR.] (LECANIDIACEAE) : ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE DE LA PAROI AU COURS DU DÉVELOPPEMENT ET A LA DÉHISCENCE

A. BELLEMÈRE*, M.-C. MALHERBE** et J. HAFELLNER***

RÉSUMÉ. — Les asques du *Lecanidion atratum* ont une déhiscence typiquement fissituniquée du même type que celle de l'*Hysterographium fraxini* et des *Abrothallus*, la couche d de la paroi formant l'endotunica. Ce caractère, ainsi que la présence de paraphyses vraies dans l'ascocarpe, doit être pris en compte dans la définition des Lecanidiaceae. Celles-ci sont proches des Hysteriaceae par leurs asques. Au début la déhiscence fissituniquée présente des points communs avec celle des asques du type *Lecanora* et du type *Rhizocarpon*.

ZUSAMMENFASSUNG. — Die Öffnungsweise der Asci von *Lecanidion atratum* ist typisch fissitunicat, etwa wie bei *Hysterographium fraxini* und *Abrothallus*-Arten. Die Schicht d der Ascuswand bildet die Endotunica. Die fissitunicaten Asci sowie das Auftreten von echten Paraphysen in den discocarpen Ascomata müssen bei der Definition der Lecanidiaceae berücksichtigt werden. In Anbetracht des Ascustyps müssen die Lecanidiaceae als den Hysteriaceae ziemlich nahestehend betrachtet werden. In den frühen ontogenetischen Stadien zeigen sich Gemeinsamkeiten zwischen Asci mit fissitunicater Öffnungsweise und lecanoralen Asci vom *Lecanora*- und *Rhizocarpon*-Typ.

SUMMARY. — The dehiscence of the asci in *Lecanidion atratum* is typically fissitunicate as in *Hysterographium fraxini* and *Abrothallus*, where the d layer of the wall forms the endotunica. The fissitunicate asci, as well as the presence of true paraphyses in the ascocarp, have to be considered to define the Lecanidiaceae. Concerning their asci these are closed to the Hysteriaceae. At the beginning, the fissitunicate dehiscence has common features with the dehiscence of the asci of the *Lecanora*-type and the *Rhizocarpon*-type.

MOTS CLÉS : asque, déhiscence, paroi, *Lecanidion*, Lecanidiaceae, Hysteriaceae.

* Laboratoire de Mycologie-Lichénologie, École Normale Supérieure de Saint-Cloud, Grille d'Honneur, Parc de Saint-Cloud, F-92211 Saint-Cloud Cédex, France.

** Assistance technique, ENS Saint-Cloud.

*** Institut für Botanik der Karl-Franzens Universität, Holteigasse 6, A-8010 Graz, Osterreich.

Les Discomycètes à asques bituniqués ont été peu étudiés en microscopie électronique (BELLEMERE, 1971; BEZERRA & KIMBROUGH, 1982; BELLEMERE & al., 1986). Le présent travail concerne l'un des plus typiques d'entre-eux, le *Lecanidion atratum (= Patellaria atrata)* (HAWKSWORTH, 1982; CANNON & al., 1985) type du genre *Lecanidion*, lui-même type de la famille des Lecanidiaceae (ERIKSSON, 1981 à 1984; CANNON & al., 1985). Le caractère bituniqué des asques et leur déhiscence ont été clairement illustrés depuis longtemps en microscopie photonique par BUTLER (1939) puis par CHADEFAUD (1942).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les échantillons étudiés sont les suivants : *Lecanidion atratum* (Hedw.). Rabhn., sur *Tamarix gallica*, France, Camargue, entre le Sambuc et Salins (Bouches-du-Rhône), marais d'eau saumâtre, ca 0m, 10.5.81, leg. Hafellner et Bellemère (n° 8350 GZU).

Le matériel a été fixé selon des méthodes classiques en microscopie électronique par transmission (cf. BELLEMERE, 1977 : 234) après une réhydratation d'environ 12 heures. L'inclusion est faite selon SPURR (1969). Les coupes obtenues à l'aide d'un ultramicrotome Reichert OMU2 sont contrastées par la technique de THIÉRY (1967) (= réaction Patag) qui révèle certains polysaccharides. Elles sont observées au moyen d'un microscope JEOL Jem7 sous tension de 80 kV.

L'interprétation de l'ultrastructure de la paroi des asques ou des ascospores est celle qui a été utilisée dans des publications antérieures (cf. BELLEMERE & HAFELLNER, 1982, 1983).

## RÉSULTATS

### 1- Le jeune asque à paroi mince (Pl. II).

Les asques naissent d'anses latérales des hyphes ascogènes (Pl. I). Les jeunes asques en cours d'allongement, uninucléés (Pl. II-B), ont une paroi mince (ca 0,2 µm), pratiquement réduite à l'exotunica qui comporte au moins trois couches : une couche externe réactive au test de Thiéry (environ le tiers de l'épaisseur de la paroi), une mince couche médiane d'aspect clair et une couche profonde finement granuleuse. Sous cette dernière, le dépôt de la couche d (endotunica) commence à s'amorcer probablement par le jeu de corps paramuraux, qui, à ce stade, sont nombreux à la périphérie de l'épiplasme apical (Pl. II-A).

A l'apex de l'asque, la paroi est amincie, essentiellement au niveau de sa couche la plus interne; la réactivité de sa partie externe est renforcée.

Dans l'épiplasme, les mitochondries (parfois en haltère) sont nombreuses.

Le reticulum endoplasmique est abondant; près de l'apex ses éléments courts sont densément serrés en une masse qui évoque le «Spitzenkörper» signalé près du sommet des hyphes d'Ascomycètes. De petits amas de glycogène sont dispersés dans l'épiplasme sous-apical ainsi que quelques globules lipidiques.

## 2 - L'épaississement de la paroi ascale (Pl. III).

Avant la formation de la vésicule ascale, l'épaisseur de la paroi de l'asque a plus que doublé (ca 0,4 à 0,5 µm), essentiellement par l'accroissement de l'exotunica dont la structure n'est pas modifiée. Au début, la couche d (= endotunica), a encore une texture analogue à celle de la couche profonde de l'exotunica (Pl. III-A). Ensuite, elle est mieux individualisée et séparée de cette dernière par une fine strate claire (Pl. III-B); elle reste cependant encore mince.

Dans l'épiplasme, le reticulum endoplasmique est bien développé, le glycogène est plus abondant et les globules lipidiques sont plus gros (Pl. III-B). Vers la base de l'asque des vacuoles se forment (Pl. III-A).

## 3 - La formation du dôme apical de l'asque (Pl. IV-A).

Alors que les ascospores ne sont pas encore individualisées, le dôme apical se forme par épaississement de la couche d de la paroi autour de la chambre oculaire. Celle-ci de forme trapézoïdale en section frontale, contient un amas dense de vésicules et de reticulum endoplasmique. La partie externe de la couche d, plus transparente aux électrons, constitue une mince lamelle claire sous la couche profonde de l'exotunica (c3). Celle-ci est recouverte par la couche moyenne plus claire (c2) et par la couche externe assez réactive dont les trois strates constitutives (c1 + b + a) ne sont pas toujours distinctes, à ce stade, en raison de leur minceur.

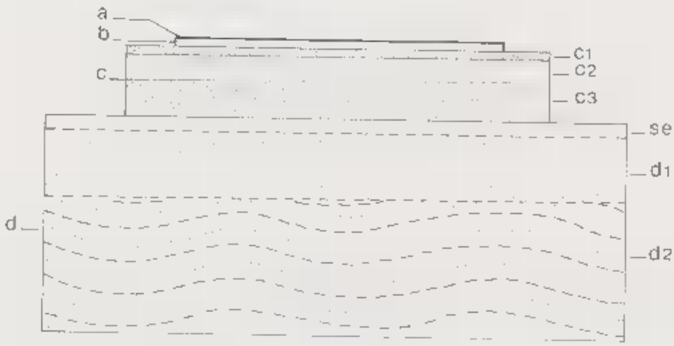



Fig. 1. — *Lecanidion atratum*. Structure de la paroi de l'asque (schéma).
Fig. 1. — *Lecanidion atratum*. Schema des Baus der Ascuswand.
Fig. 1. — *Lecanidion atratum*. Structure of the ascus wall (schema).

## 4 - La différenciation du dôme apical (Pl. IV-B, V, VI-A).

Peu avant l'individualisation de la vésicule ascale la couche d de la paroi (endotunica), aussi bien sur le flanc de l'asque (Fig. 1) que dans le dôme apical, se subdivise en deux sous-couches séparées par une mince lamelle claire. La sous-couche interne (d2) plus nettement fibrilleuse est finement stratifiée. Sur les coupes un peu obliques, elle présente une structure en «accordéon» (cf. BELLEMERE & HAFELLNER, 1982). La sous-couche externe (d1), qui reste granuleuse, est souvent un peu plus réactive dans sa partie profonde; au contact de l'exotunica, elle forme au contraire une fine strate claire. Celle-ci contraste avec l'aspect sombre de la sous-couche c3 de l'exotunica, qui est aussi bordée extérieurement par la lamelle claire correspondant à la sous-couche c2. La partie externe de l'exotunica (c1 + b + a), qui reste mince, est réactive surtout à l'extrême sommet de l'asque (Pl. V-B).

La chambre oculaire forme des replis longitudinaux qui se révèlent sur les coupes non axiales (Pl. V-A). Ce sont probablement eux qui dans les observations en microscopie photonique donnent les figures de «nasse apicale» (CHADEFAUD, 1942).

Au début de la différenciation des ascospores l'épiplasme s'enrichit en glycogène. Celui-ci est assez abondant chez les jeunes spores (Pl. VI-A).

## 5 - L'amincissement du dôme apical (Pl. VI).

Au cours de la maturation des ascospores, leur périspore, transparente aux électrons, devient importante (Pl. VI-A); les cloisons transversales qu'elles acquièrent ont une structure classique.

Le dôme apical de l'asque devient moins important par amincissement de la couche d dont la stratification est plus apparente. La chambre oculaire, moins profonde, s'élargit.

Sur le flanc de l'asque, la paroi est également amincie en raison de la moindre épaisseur de la couche d.

Le glycogène reste abondant dans l'épiplasme mais disparaît pratiquement des ascospores. Dans celles-ci, les globules lipidiques, riches en fins granules Patag+, sont plus abondants. Ils grossissent et finissent par confluer en occupant la plus grande partie des cellules (Pl. VI-B).

## 6 - L'asque proche de la déhiscence (Pl. VII).

A ce stade la stratification et la réactivité de la couche d de la paroi de l'asque n'est plus aussi apparente, en particulier dans le dôme apical. La distinction entre les sous-couches d1 et d2 devient alors plus délicate car d2 est moins nettement fibrilleuse. La réactivité de l'exotunica est également plus faible. C'est l'indice d'une modification de la texture de la paroi. Il arrive même que, çà et là, quelques plages nettement délimitées de la paroi, ne fixent plus le contrastant et restent transparentes bien que leur fixation soit normale.

## 7 - Le début de la déhiscence de l'asque (Pl. VIII, IX).

L'exotunica se rompt à l'apex de l'asque. L'endotunica du dôme apical fait alors saillie à l'extérieur et s'allonge sans encore se rompre au sommet (Pl. IX). Sa réactivité est affaiblie; on peut cependant y distinguer encore les deux sous-couches d1 et d2 (Pl. VIII-B).

L'endotunica est au contraire plus réactive, particulièrement au niveau de la partie externe de la sous-couche c3 qui constitue une fine strate fortement Patag+ (Pl. VIII-B).

## 8 - L'asque en cours de déhiscence (Pl. X).

Dans l'endotunica évaginée les deux sous-couches d1 et d2 restent distinctes (Pl. X-C). L'exotunica s'épaissit un peu, surtout au niveau de c3, fortement Patag+ et très granuleuse.

Au niveau de la rupture de l'exotunica un début de fissuration se fait entre celle-ci et l'endotunica sur l'emplacement de la fine lamelle claire qui les unissait. Un sillon se marque ainsi autour de la base de l'endotunica évaginée. Au-dessous de celui-ci, il n'y a pas de discontinuité apparente entre l'exotunica et l'endotunica. C'est donc seulement la partie apicale de l'endotunica, occupant le sommet du dôme apical, qui s'est allongée et évaginée, sans qu'il y ait de glissement important de l'endotunica sur l'exotunica. Il se produit probablement des remaniements à l'échelle moléculaire dans l'endotunica qui permettent une sorte d'écoulement des substances pariétales constitutives.

## 9 - L'asque en fin de déhiscence (Pl. XI) (Fig. 2).

La fissuration entre l'exotunica et l'endotunica s'est étendue vers le bas, le long de la paroi latérale de l'asque (Pl. XI-B). L'exotunica s'est séparée de l'endotunica et, fortement gonflée, glisse vers la base de l'asque et se replie sur elle-même en ondulations caractéristiques. Le caractère fissituniqué de la déhiscence est désormais réalisé. L'endotunica subit un important gonflement: la distinction entre les sous-couches d1 et d2 y devient délicate. L'exotunica reste structurée et très réactive.

# DISCUSSION

## A – LA DÉHISCENCE DES ASQUES.

La déhiscence des asques du *Lecanidion atratum* est typiquement fissituniquée. Il y a évagination de la couche d de la paroi (endotunica) à l'extérieur de l'exotunica préalablement rompue. C'est au niveau d'une mince strate claire assurant le contact entre les couches c et d que s'effectue la rupture. Celle-ci a donc lieu sur le même emplacement que chez l'*Hysterographium fraxini* (BELLEMERE & HAFELLNER, 1982) et les *Abrothallus* (BELLEMERE & al., 1986).

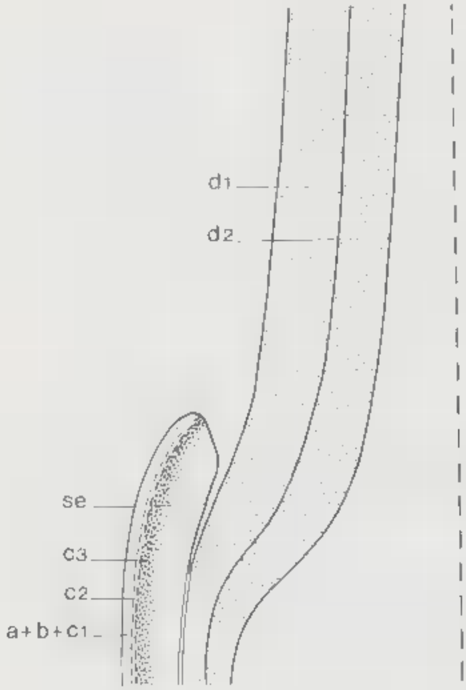



Fig. 2. – *Lecanidion atratum*. Début de déhiscence fissituniquée. L'endotunica (d1+d2) après s'être évaginée vers le haut commence à se séparer de l'exotunica (a+b+c1+c2+c3) en direction basipète, au niveau de la mince lamelle (se).

Fig. 2. – *Lecanidion atratum*. Beginn der fissitunicaten Öffnung des Ascus. Die Endotunica (d1+d2) fängt an, nachdem sie sich hochgestülpt hat, sich von der Exotunica (a+b+c1+c2+c3) auf dem Niveau der dünnen Lamelle (se) gegen die Basis hin abzulösen.

Fig. 2. – *Lecanidion atratum*. Beginning of the fissitunicate dehiscence. After its evagination towards the top, the endotunica (d1+d2) begins to separate from the exotunica (a+b+c1+c2+c3) in a basipetal direction at the place of thin sheath (se).

Au moment de la déhiscence se produit un important gonflement de la couche d et, dans une moindre mesure, des différentes sous-couches de la couche c. La couche d garde un aspect massif après la déhiscence en conservant une certaine rigidité due probablement à la partie la plus externe de d1.

L'exotunica (partie non évaginée de l'asque) n'est pas seulement formée par la mince partie externe de la paroi de l'asque plus réactive au test de Thiéry. Elle comporte aussi les sous-couches sous-jacentes c2 et c3. Comme il n'est pas sûr qu'en microscopie photonique celles-ci soient effectivement comprises dans l'exoascus réfringent des asques immatures, il convient d'être prudent dans l'emploi des termes exoascus et endoascus en microscopie électronique (cf. BELLEMERE & HAFELLNER, 1982).

Lors de la déhiscence, la fissuration complète entre l'exotunica et l'endotunica ne se produit pas d'emblée après la rupture de l'exotunica (Fig. 3). Elle reste d'abord limitée à la partie supérieure de l'asque où se forme seulement un sillon annulaire entre ces deux éléments. Ce n'est qu'un peu plus tard, vers la fin de la déhiscence, que cette fissuration s'étend vers la base de l'asque puisque s'effectue la complète séparation de l'endo- et de l'exotunica et que la déhiscence devient véritablement fissituniquée. A son début, la déhiscence ne diffère donc pas fondamentalement de celle des asques du type *Lecanora*. Il y a dans les deux cas une extrusion de la partie supérieure de la paroi interne de l'asque

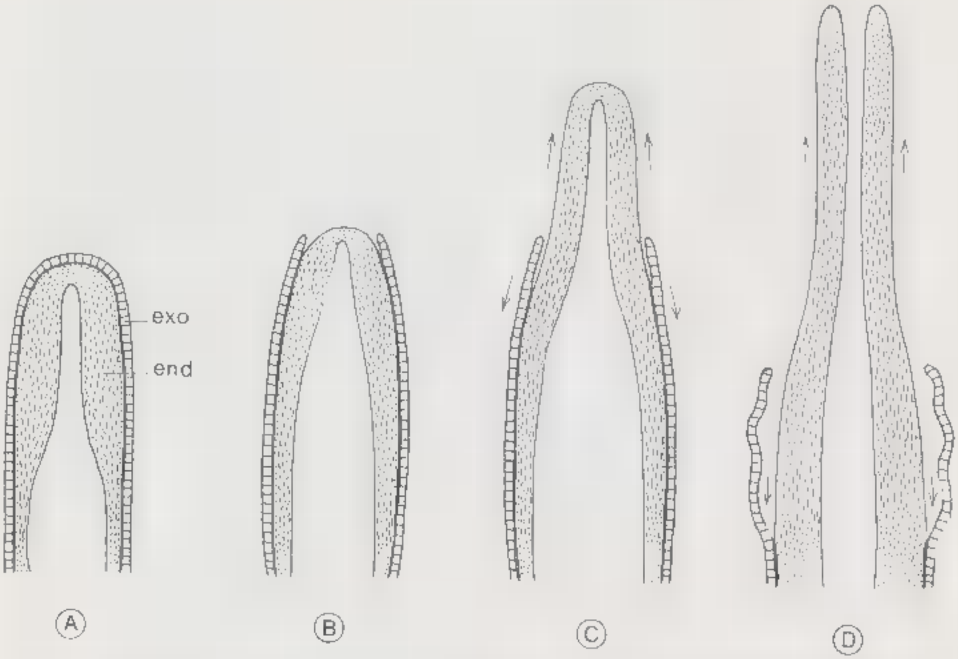



Fig. 3. – *Lecanidion atratum.* Étapes successives de la déhiscence fissituniquée. – A : Sommet d'asque avant la déhiscence. – B : Rupture de l'exotunica au sommet de l'asque. – C : Extension vers le haut de la partie supérieure de l'endotunica qui, vers le bas, se sépare de l'exotunica de façon basipète avec la formation d'un sillon annulaire. – D : La fissuration entre l'endotunica et l'exotunica progresse de façon basipète; l'exotunica s'affaisse vers le bas.

Fig. 3. – *Lecanidion atratum.* Aufeinanderfolgende Stadien der fissitunicaten Öffnungsweise. – A : Ascusspitze vor der Öffnung. – B : Aufreissen der Exotunica an der Ascusspitze. – C : Ausdehnung des oberen Teils der Endotunica in Richtung Hymeniumoberfläche; die Endotunica löst sich nach unten hin in Form eines ringförmigen Schlitzes von der Exotunica. – D : Der Spalt zwischen Exo- und Endotunica verlängert sich gegen die Basis hin. Die Exotunica sinkt gegen die Ascusbasis ab.

Fig. 3. – *Lecanidion atratum.* Successive stages of the fissitunicate dehiscence. – A : Apex of an ascus before the dehiscence. – B : The exotunica is broken at the top of the ascus. – C : Extension towards the top of the upper part of the endotunica; at the base, the splitting of the exotunica in a basipetal way results in an annular furrow. – D : The splitting between the endotunica and the exotunica advances in a basipetal manner; the exotunica collapses downwards.

hors de la paroi externe rompue. Mais chez les *Lecanora* il n'y a pas de fissuration, même minime, entre l'exo- et l'endotunica et l'importance de l'extrusion de l'endotunica reste limitée. L'élongation considérable du dôme apical chez le *Lecanidion* résulte de remaniements importants de l'endotunica évaginée, vraisemblablement par glissements de proche en proche de feuillets pariétaux les

uns sur les autres en direction de l'évagination (comme un empilement de feuilles de papier qui perd son équilibre). Ce processus [illegible] développe probablement depuis l'apex de l'asque et gagne en direction de [illegible] base avec, comme conséquence, la séparation de l'exo- et de l'endotunica restées longtemps solidaires. Chez les *Lecanora* au contraire les remaniements sont plus modestes et n'affectent pratiquement que la seule partie évaginée de l'endotunica. Dans ces conditions on peut envisager que le plan structural de l'apex des asques des Lécanorales et des asques fissituniqués du type *Lecanidion* sont similaires. Par suite l'interprétation de l'apex des asques bituniqués de type *Lecanidion* jusqu'ici incertaine (cf. BELLEMERE, 1977 : 256) peut être faite sans ambiguité, et on peut envisager que les asques des Lécanorales typiques et ceux des Bituniqués fissituniqués se rattachent à un même type d'origine. Avec HONEGGER (1978, 1980) on peut considérer celui-ci comme proche de celui des types *Rhizocarpon* ou *Catolechia* (BELLEMERE & HAFELLNER, 1983). A partir de ce type, l'évolution a pu se faire, d'une part, vers la réduction de l'extrusion de l'endotunica au cours de la déhiscence avec perte du caractère fissituniqué (Lécanorales typiques) et, d'autre part, au contraire, vers le développement de l'extrusion et du caractère fissituniqué qui a conduit aux fissituniqués typiques. S'il en est bien ainsi des Rhizocarpaceae (HAFELLNER, 1984) mériteraient d'être placées sur le même plan que les Lécanorales et que les Bituniqués-Fissituniqués en constituant un ordre distinct (Rhizocarpales).

## B – LES PROBLÈMES SYSTÉMATIQUES POSÉS PAR LE GENRE *LECANIDION*.

### 1 - Le problème de la famille des Lecanidiaceae.

Puisque le genre *Lecanidion* est le genre type de la famille des Lecanidiaceae Eriks. (ERIKSSON, 1982) on ne doit inclure dans les Patellariaceae que des genres dont les asques ont une déhiscence fissituniquée typique. Le genre *Rhizocarpon* doit donc être exclu de cette famille, contrairement à ce qu'ont fait BARR (1979) et ERIKSSON (1981 : 79).

D'autre part, on ne peut placer dans les Lecanidiaceae que des genres dont les fructifications à asques se développent comme celle du *Lecanidion atratum*. Or, celles-ci sont des apothécies qui, à maturité, contiennent une large part de paraphyses vraies même si leurs jeunes stades n'ont que des filaments paraphysoïdes (BELLEMERE, 1967). La présence de paraphyses vraies dans les apothécies du genre type de la famille n'a généralement pas été prise en considération par les auteurs pour définir les Lecanidiaceae (LUTTRELL, 1973; KAMAT & ANAHOSUR, 1975) et des genres où des paraphyses vraies n'ont pas été mentionnées y ont été placés (cf. ERIKSSON, 1981 : 79; BEZERRA & KIMBROUGH, 1982). Les Discomycètes qui doivent être placés dans les Patellariaceae parce qu'ils ont à la fois des asques bituniqués-fissituniqués et des apothécies à paraphyses vraies (au moins à un stade avancé) sont peu nombreux. En dehors des *Lecanidion* il s'agit essentiellement du *Tryblidiella clavispora* (MU-

THAPPA, 1970), du *Rhytidhysterium rufulum* (BELLEMERE, 1971) (où la présence de paraphyses vraies est cependant contestée, cf. BEZERRA & KIMBROUGH, 1982), et du genre *Schrakia* (HAFELLNER, 1979).

Le genre *Abrothallus* ne peut être rangé dans les Lecanidiaceae. En effet, ses asques diffèrent de ceux des *Lecanidion* par la structure de l'exotunica et de l'endotunica, par la pigmentation des ascospores et la structure fine de leur périspore (BELLEMERE & al., 1986). De plus il est très probablement dépourvu de paraphyses vraies. Enfin, la présence d'anamorphes et le mode de vie parasymbiotique le distinguent aussi des Lecanidiaceae.

## 2 - La place des Lecanidiaceae parmi les Ascomycètes.

La déhiscence fissituniquée des asques du *Lecanidion atratum* est du même type que celle des asques de l'*Hysterographium fraxini* (BELLEMERE & HAFELLNER, 1982). Il y a en outre une grande analogie de structure de la paroi des asques de ces deux espèces au cours de leur développement. Eu égard à leurs asques, les Lecanidiaceae ressemblent donc aux Hysteriaceae. Certains auteurs ont d'ailleurs rapproché ces deux familles (LUTTRELL, 1973; von ARX & MULLER, 1975; BARR, 1979).

Toutefois les Lecanidiaceae se séparent nettement des Hysteriaceae par la structure des ascocarpes (développement de type *Pleospora* chez l'*Hysterographium fraxini*) (LUTTRELL, 1973). Il y a aussi des différences de détail de l'ultrastructure des asques (couronne de fibrilles dans l'endotunica de l'apex, sous-couche c1 plus mince et moins bien individualisée de la partie externe de l'exotunica). Ces deux familles ont été placées dans un même ordre (Hystériales) par LUTTRELL (1973). Mais celui-ci a aussi envisagé de les ranger dans deux ordres différents (d° : 194). ERIKSSON (1982 a-b, 1983, 1984) les a classé respectivement dans les Lecanidiales (= Patellariales) et dans les Hystériales. En raison de la parenté structurale des asques ceci est peut-être excessif.

L'ultrastructure des asques des Arthroraphidaceae et des Phillipsiellaceae, placées près des Lecanidiaceae dans les Lécanidiales (= Patellariales) par ERIKSSON (1983, 1984) n'est malheureusement pas connue.

Les relations des Lecanidiaceae avec les autres Ascomycètes à asques bituniqués-fissituniqués restent difficiles à envisager de façon satisfaisante faute de données suffisantes.

L'ultrastructure des asques des Loculoascomycètes n'a été étudiée que chez un petit nombre d'espèces (références in PARGUEY-LEDUC & JANEX-FAVRE, 1982); de plus les figures correspondent souvent à des coupes obliques car les structures «en accordéon» (REYNOLDS, 1971; BELLEMERE & HAFELLNER, 1983) y sont fréquentes. La déhiscence n'a pas été observée au niveau ultrastructural. Pour y voir plus clair, il faudrait multiplier les études cytologiques fines des asques bituniqués.

REMERCIEMENTS :

Nous remercions bien vivement pour leur assistance technique M. Letalnet et E. Vast pour le tirage des photographies, T. Casses pour les dessins et M. André pour la frappe du manuscrit.

## BIBLIOGRAPHIE

ARX J.A. von and MULLER E., 1975 – A re-evaluation of the bitunicate Ascomycetes with keys to families and genera. *Stud. Mycol.* 9 : 159 p.

BARR M.E., 1979 – A classification of Loculoascomycetes. *Mycologia* 71 : 935-957.

BELLEMERE A., 1967 – Contribution à l'étude du développement de l'apothécie chez les Discomycètes Inoperculés. *Bull. Soc. Mycol. France* 83 : 395-640 et 753-931.

BELLEMERE A., 1971 – Les asques et les apothécies des Discomycètes bituniqués. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, sér. 12, 12 : 429-464.

BELLEMERE A., 1977 – L'appareil apical de l'asque chez quelques Discomycètes : étude ultrastructurale comparative. *Rev. Mycol. (Paris)* 41 : 233-264.

BELLEMERE A. et HAFELLNER J., 1982 – Étude ultrastructurale des asques bituniqués de l'*Hysterographium fraxini* (Pers. ex Fr.) de Not. (Ascomycètes, Hystériales) : Développement de la paroi et déhiscence. *Cryptogamie, Mycol.* 3 : 261-295.

BELLEMERE A. et HAFELLNER J., 1983 – L'appareil apical des asques et la paroi des ascospores du *Catolechia wahlenbergii* (Ach.) Flotow ex Koerber et de l'*Epilichen scabrosus* (Ach.) Clem. ex Haf. (Lichens, Lécanorales) : étude ultrastructurale. *Cryptogamie, Bryol. Lichénol.* 4 : 1-36.

BELLEMERE A., MALHERBE M.C., CHACUN H. et HAFELLNER J., 1986 – Étude ultrastructurale des asques et des ascospores chez les espèces lichénicoles non lichénisées *Abrothallus bertianus* de Not. et *A. parmeliarum* (Sommerf.) Nyl. *Cryptogamie, Mycol.* 7 : 47-85.

BEZERRA J.L. and KIMBROUGH J.W., 1982 – Culture and cytological development of *Rhytidhysterium rufulum* on *Citrus. Canad. J. Bot.* 60 : 568-579.

BUTLER E.T., 1939 – Ascus dehiscence in *Lecanidion atratum* and its significance. *Mycologia* 31 : 612-623.

CANNON P.F., HAWKSWORTH D.L. and SHERWOOD-PIKE M.A., 1985 – The British Ascomytina. An annotated checklist. Slough SL 2 3BN, U.K., Commonwealth Agricultural Bureaux, 302 p.

CHADEFAUD M., 1942 – Étude d'asques. II. Structure et anatomie comparée de l'appareil apical des asques chez divers Discomycètes et Pyrénomycètes. *Rev. Mycol. (Paris)* 7 : 57-58.

ERIKSSON O., 1981 – The families of bitunicate Ascomycetes. *Opera Bot.* 60 : 1-220.

ERIKSSON O., 1982a – Outline of the Ascomycetes 1982. *Mycotaxon* 15 : 203-248.

ERIKSSON O., 1982b – Revision of «Outline of the Ascomycetes 1982». *Systema Ascomycetum* 1. Umea, O. Eriksson : 1-16.

ERIKSSON O., 1983 – Outline of the Ascomycetes 1983. *Systema Ascomycetum* 2. Umea, O. Eriksson : 1-37.

ERIKSSON O., 1984 – Outline of the Ascomycetes 1984. *Systema Ascomycetum* 3. Umea, O. Eriksson : 1-72.

HAFELLNER J., 1979 — *Karschia*. Revision einer Sammelgattung an der Grenze von lichenisierten und nichtlichenisierten Ascomyceten. *Beih. Nova Hedwigia* 62 : 1-248.

HAFELLNER J., 1984 — Studien in Richtung einer natürlichen Gliederung der Sammelfamilien Lecanoraceae und Lecidaceae. *Beih. Nova Hedwigia* 79, Festschrift J. Poelt : 241-371.

HAWKSWORTH D.L., 1982 — Changes to the British checklist arising from the abolition of later fungal starting points. *Lichenologist* 14 : 131-137.

HONEGGER R., 1978 — Ascocarp Ontogenie, Ascus Struktur und Funktion bei Vertretern der Gattung *Rhizocarpon*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 91 : 579-594.

HONEGGER R., 1980 — The ascus apex in lichenized fungi. II. The *Rhizocarpon* type. *Lichenologist* 12 : 157-172.

KAMAT M.N. and ANAHOSUR K.H., 1975 — Morphology of ascocarp and nature of interascal filaments in the Patellariaceae (Ascoloculares). *Nova Hedwigia* «1973» 1975, 24 : 467-480.

LUTTRELL E.S., 1973 — Loculoascomycetes. *In* : AINSWORTH G.C., SPARROW F.R. & SUSSMAN A.S., *The Fungi*, IV A. New-York, London, Acad. Press : 135-219.

MUTHAPPA B.N., 1970 — Morphology of *Tryblidiella clavispora*. *Mycologia* 62 : 98-106.

PARGUEY-LEDUC A. et JANEX-FAVRE M.C., 1982 — La paroi des asques chez les Pyrénomycètes : étude ultrastructurale. I. Les asques bituniqués typiques. *Canad. J. Bot.* 60 : 1222-1230.

REYNOLDS D.R., 1971 — Wall structure of a bitunicate ascus. *Planta* 98 : 244-257.

SPURR A.R., 1969 — A low viscosity embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* 26 : 41-43.

THIÉRY J.P., 1967 — Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Microscop.* 6 : 987-1018.

## ABRÉVIATIONS DES LÉGENDES DES PLANCHES ET DES FIGURES

- a : couche a
- aa : apex de l'asque
- an : anse latérale
- ar : amas de reticulum endoplasmique
- as : ascospore
- b : couche b
- c : couche c
- c1 : sous-couche c1
- c2 : sous-couche c2
- c3 : sous-couche c3
- co : chambre oculaire
- d : couche d
- d1 : sous-couche d1
- d2 : sous-couche d2
- end : endotunica
- ep : épiplasme
- exo : exotunica
- g : glycogène
- ha : hyphe ascogène
- l : lipides
- m : mitochondrie
- n : noyau
- p : périspore
- r : reticulum endoplasmique
- se : strate externe claire de la couche d
- v : vacuole
- z : ensemble des couches a+b+c1

(Toutes les planches concernent le *Lecanidion atratum*)

## IN DEN ABBILDUNGEN VERWENDETE ABKÜRZUNGEN

- a : Schicht a der Ascuswand
- aa : Ascusspitze
- an : Haken
- ar : gehäuftes endoplasmatisches Reticulum
- as : Ascospore
- b : Ascuswandschicht b
- c : Ascuswandschicht c
- c1 : Unterschicht c1 der Ascuswandschicht c
- c2 : Unterschicht c2 der Ascuswandschicht c
- c3 : Unterschicht c3 der Ascuswandschicht c
- co : «chambre oculaire»
- d : Ascuswandschicht d
- d1 : Unterschicht d1 der Ascuswandschicht d
- d2 : Unterschicht d2 der Ascuswandschicht d
- end : Endotunica
- ep : Epiplasma
- exo : Exotunica
- g : Glycogen
- ha : ascogene Hyphe
- l : Lipidglobuli
- m : Mitochondrium
- n : Kern
- p : Perispor
- r : endoplasmatisches Reticulum
- se : äusserer, heller Teil der Wandschicht d
- v : Vakuole
- z : Wandschichtgruppe a + b + c1

(Alle Tafeln beziehen sich auf *Lecanidion atratum*)

## ABBREVIATIONS OF LEGENDS IN PLATES AND FIGURES

a : ■ layer
aa : apex of the ascus
an : crozier
ar : piled up endoplasmic reticulum
as : ascospore
b : b layer
c : c layer
c1 : c1 underlayer
c2 : c2 underlayer
c3 : c3 underlayer
co : ocular chamber
d : d layer
d1 : d1 underlayer
d2 : d2 underlayer
end : endotunica
ep : epiplasm
exo : exotunica
g : glycogen
ha : ascogenous hyphae
l : lipids
m : mitochondria
n : nucleus
p : perispore
r : endoplasmic reticulum
se : clear external sheath of the d layer
v : vacuole
z : ■ + b + c1 united layers

(All the plates concern *Lecanidion atratum*)

Planche I. – Hyphe ascogène avec anse latérale (Patag).

Tafel I. – Ascogene Hyphe mit Haken (Patag).

Plate I. – Ascogenous hypha with a crozier (Patag).



ha
an
n
n
2 µm

Planche II. — Jeune asque à paroi encore peu épaisse (Patag). — A l'apex la paroi est amincie; sa partie externe est plus réactive; le reticulum endoplasmique est en amas dense. Noter la présence de plusieurs corps paramuraux à la périphérie de l'épiplasme (flèches).

Tafel II. — Junger Ascus mit noch dünner Wand (Patag). — An der Ascusspitze ist die Wand dünner, ihr äusserer Teil reagiert stärker; das ER ist nicht gehäuft. Man beachte das Vorhandensein von mehreren mauerähnlichen Körpern im peripheren Epiplasma (Pfeile).

Plate II. — Young ascus with the wall not yet very thick (Patag). — The wall, at the apex, is still thin; its external part is more reactive; the endoplasmic reticulum is densely piled up. Note the presence of several paramural bodies in the periphery of the epiplasm (arrows).

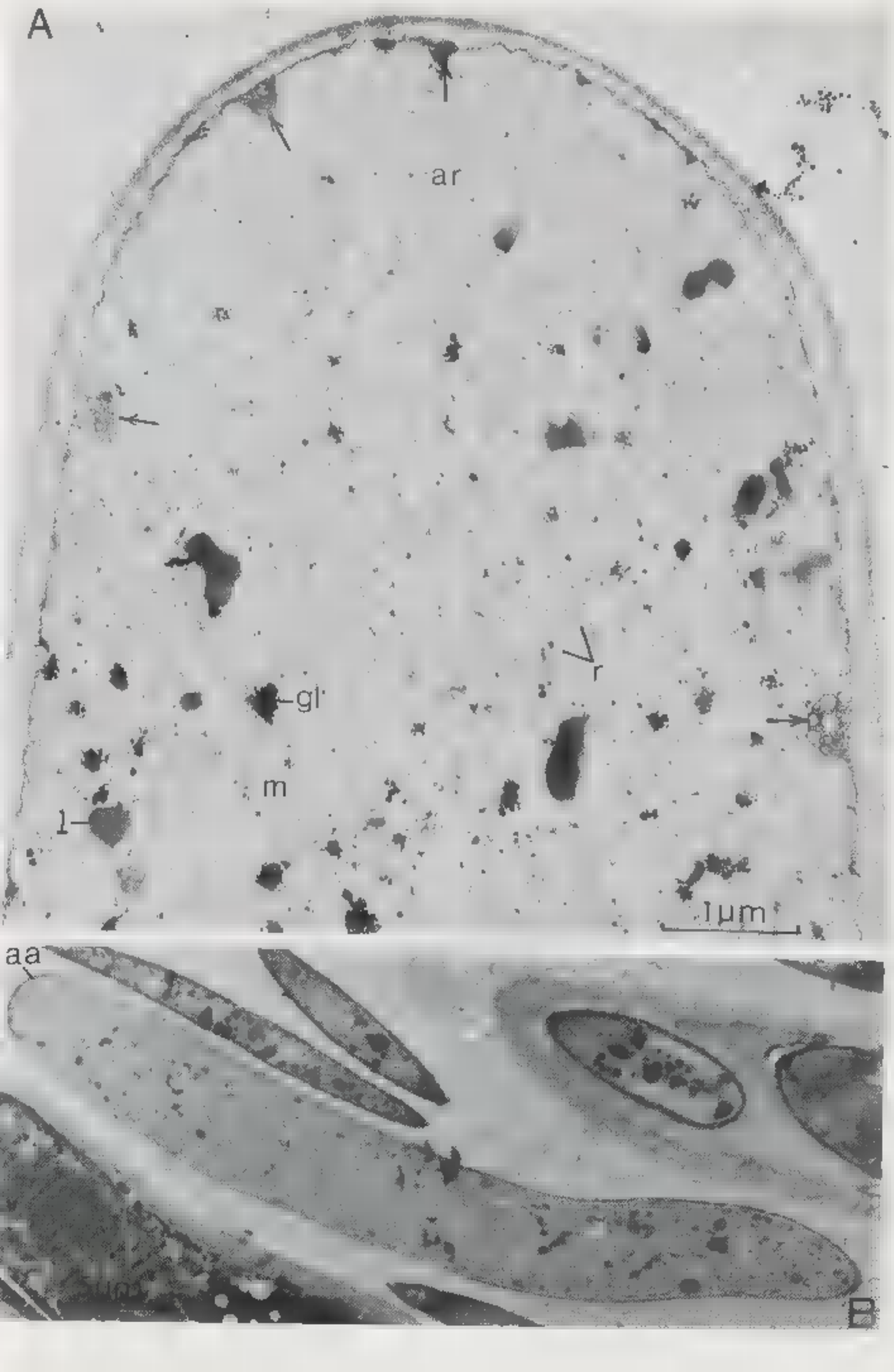

A
ar
r
gl
m
l
1 µm
aa
B

Planche III. – Asque avant la formation de la vésicule ascale (Patag). – A : Partie basilaire d'un asque. Le reticulum endoplasmique et les vacuoles sont abondants. Dans la paroi, on ne distingue pas la couche d de la sous-couche c3; plusieurs corps paramuraux sont distincts à la périphérie de l'épiplasme (flèches). – B : Partie moyenne d'un asque. Dans la paroi la couche d est distincte de la sous-couche c3 dont elle est séparée par une lamelle claire. Reticulum endoplasmique et glycogène sont abondants.

Tafel III. – Ascus vor der Bildung des Ascusvesikels (Patag). – A : Unterer Teil eines Ascus. ER und Vakuolen sind reichlich vorhanden. Im Wandbau kann man die Schicht d von der Unterschicht c3 noch nicht unterscheiden. Mehrere mauerähnliche Körper sind im peripheren Epiplasma deutlich zu erkennen (Pfeile). – B : Mittlerer Teil eines Ascus. Im Wandbau ist die Schicht d von der Unterschicht c3 durch eine helle Lamelle getrennt. ER und Glykogen sind reichlich vorhanden.

Plate III. – Ascus before the formation of the ascus vesicle (Patag). – A : Basilar part of an ascus. The endoplasmic reticulum and the vacuoles are abundant. In the wall the d layer is not distinct of the c3 underlayer; several paramural bodies are distinct in the periphery of the epiplasm (arrows). – B : Median part of an ascus. In the wall the d layer and the c3 underlayer are distinct and separated by a clear sheath. Endoplasmic reticulum and glycogen are abundant.

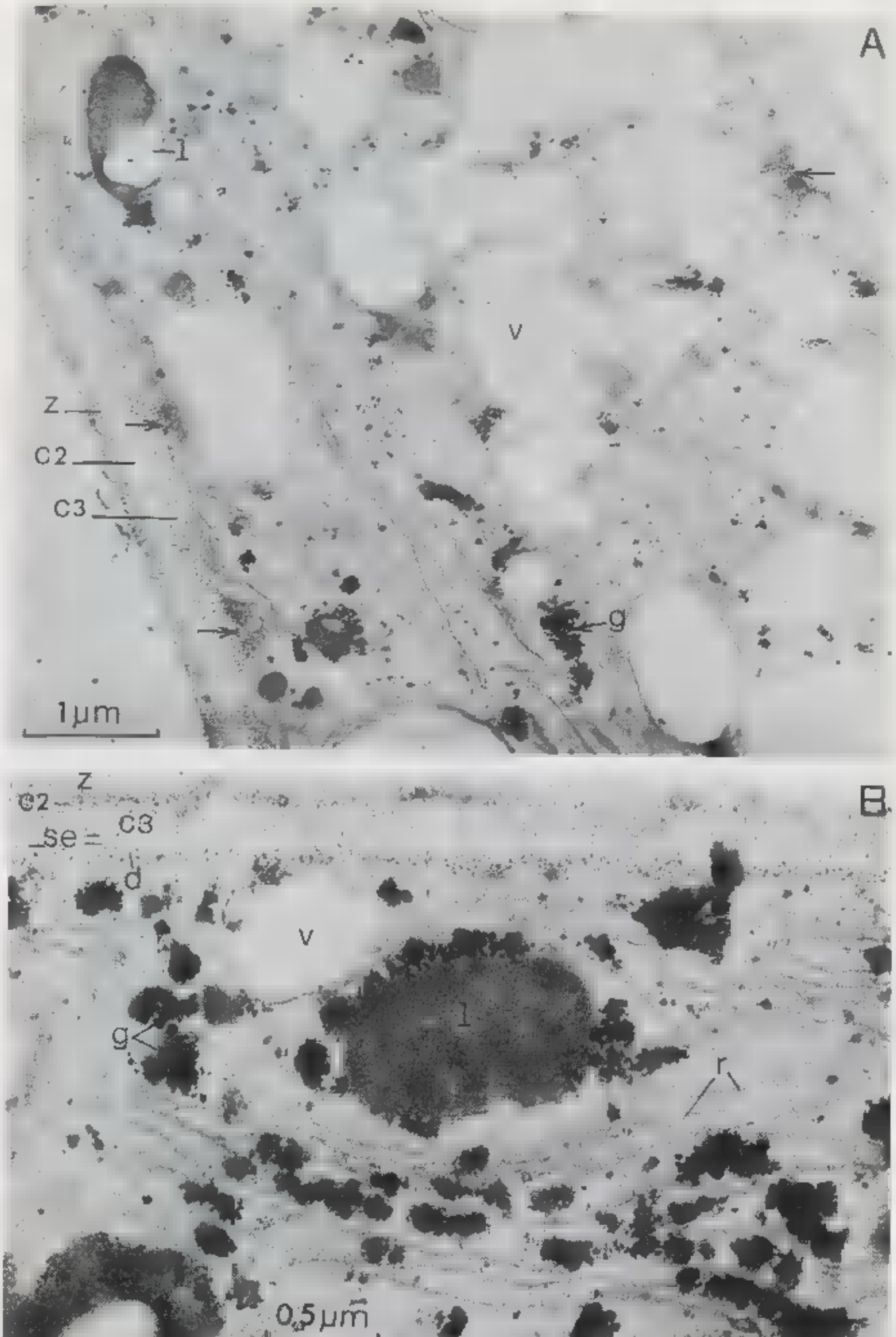

A
1
v
z
C2
C3
g
1 µm
B
z
C2
C3
se
d
v
g
1
r
0,5 µm

Planche IV. — Apex d'un asque avant la formation de la vésicule ascale (Patag). — A : Coupe subaxiale. La couche d (endotunica) constitue le dôme apical, elle est faiblement différenciée au-dessus de la chambre oculaire dans laquelle le reticulum endoplasmique forme un amas dense. — B : Coupe oblique à un stade un peu plus âgé que A. La couche d s'est subdivisée en deux sous-couches d1 et d2. En raison de l'obliquité de la coupe une structure en «accordéon» apparaît dans d2. L'épiplasme est riche en glycogène.

Tafel IV. — Spitze eines Ascus vor der Bildung des Ascusvesikels (Patag). — A : Fast axialer Schnitt. Die Schicht d (Endotunica) bildet den apikalen Dom (Tholus). Sie ist ober der «chambre oculaire» nur wenig differenziert. In der «chambre oculaire» liegt das ER dicht gehäuft. — B : Schiefer Schnitt in einem etwas späteren Entwicklungsstadium als A. Die Wandschicht d hat sich in die 2 Unterschichten d1 und d2 differenziert. Wegen der schiefen Schnittführung erscheint in der Unterschicht d2 die «Ziehharmonika»-Struktur. Das Epiplasma ist reich an Glykogen.

Plate IV. — Apex of an ascus before the formation of the ascus vesicle (Patag). — A : Subaxial section. The d layer (endotunica) which forms the apical dome is slightly differentiated above the ocular chamber in which endoplasmic reticulum forms a dense mass. — B : Stadium not so old as A. Oblique section. In the d layer two underlayers d1 and d2 are now distinct. Due to the oblique section, the d2 underlayer has a banded-pattern appearance (= «accordeon»-like structure). Abundance of glycogen is seen in the epiplasm.

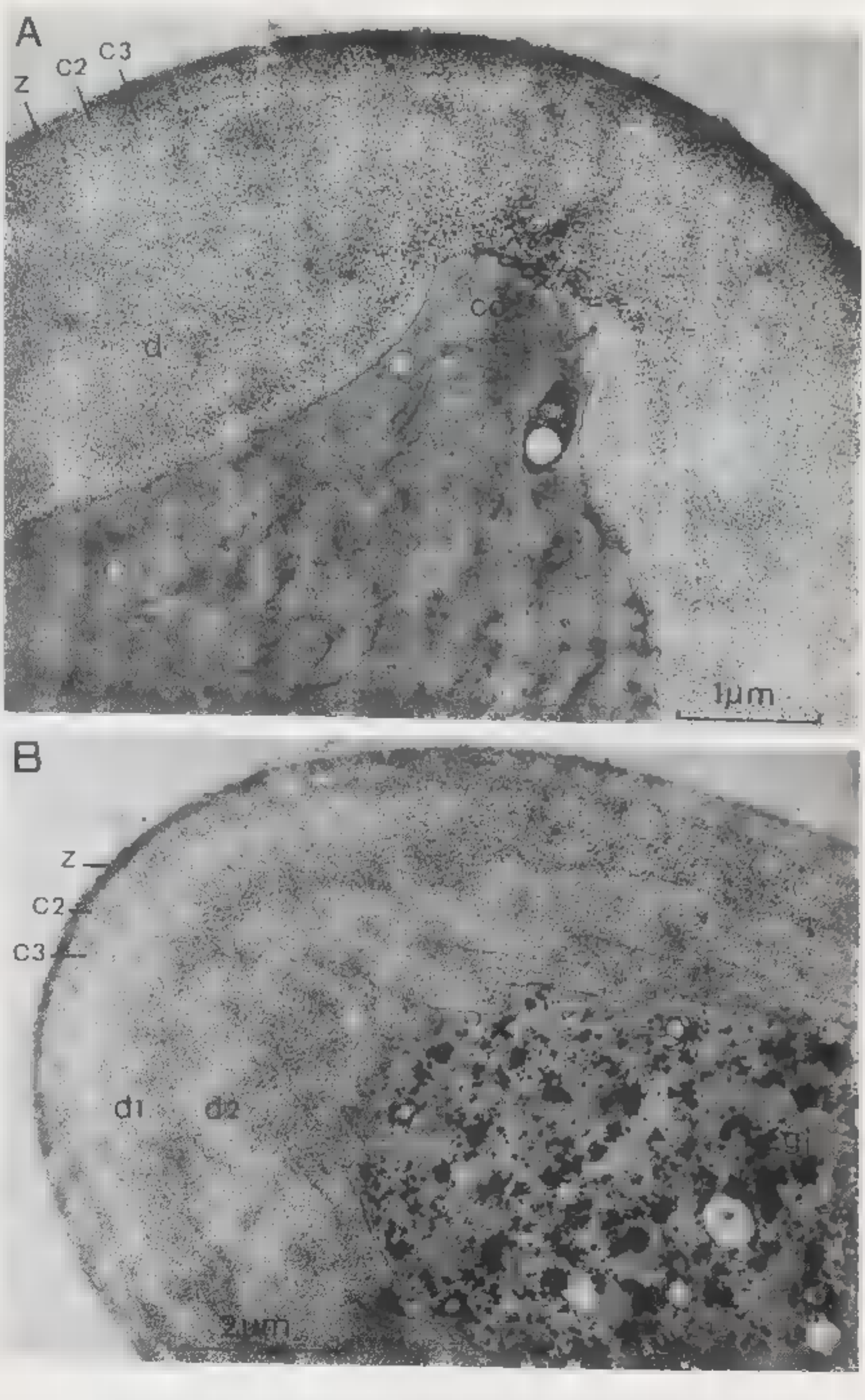

A
z
C2
C3
cd
d
1µm
B
z
C2
C3
d1
d2
gl
2µm

Planche V. — Apex d'un asque à dôme apical différencié (Patag). — A : Stade antérieur à l'individualisation des ascospores. La couche d (endotunica) est subdivisée en deux sous-couches d1 et d2. Cette coupe paraxiale montre l'existence de replis longitudinaux le long de la chambre oculaire. — B : Stade à ascospores individualisées (stade primaire). La subdivision de d en deux sous-couches d1 et d2, persiste. Dans l'épiplasme et le sporoplasme le glycogène est abondant.

Tafel V. — Spitze eines Ascus mit ausdifferenzierter, apikaler Kuppel (Patag). — A : Stadium, bevor sich die Ascosporen individualisieren. Die Wandschicht d (Endotunica) ist in 2 Unterschichten d1 und d2 unterteilt. Dieser fast axiale Schnitt zeigt, dass in der «chambre oculaire» longitudinale Falten vorhanden sind. — B : Stadium mit sehr jungen Ascosporen. Die Unterteilung der Wandschicht d in 2 Unterschichten (d1, d2) ist weiterhin erkennbar. Im Epiplasma und Sporoplasma ist reichlich Glykogen vorhanden.

Plate V. — Apex of an ascus with a differentiated apical dome. — A : Before ascospore individualisation. The d layer (endotunica) shows two underlayers d1 and d2. This paraxial section shows longitudinal foldings along the ocular chamber. — B : Stadium with individualised ascospores (primary stadium). The d layer is subdivided in two underlayers d1 and d2. Glycogen is abundant in the epiplasm and in the sporoplasm.

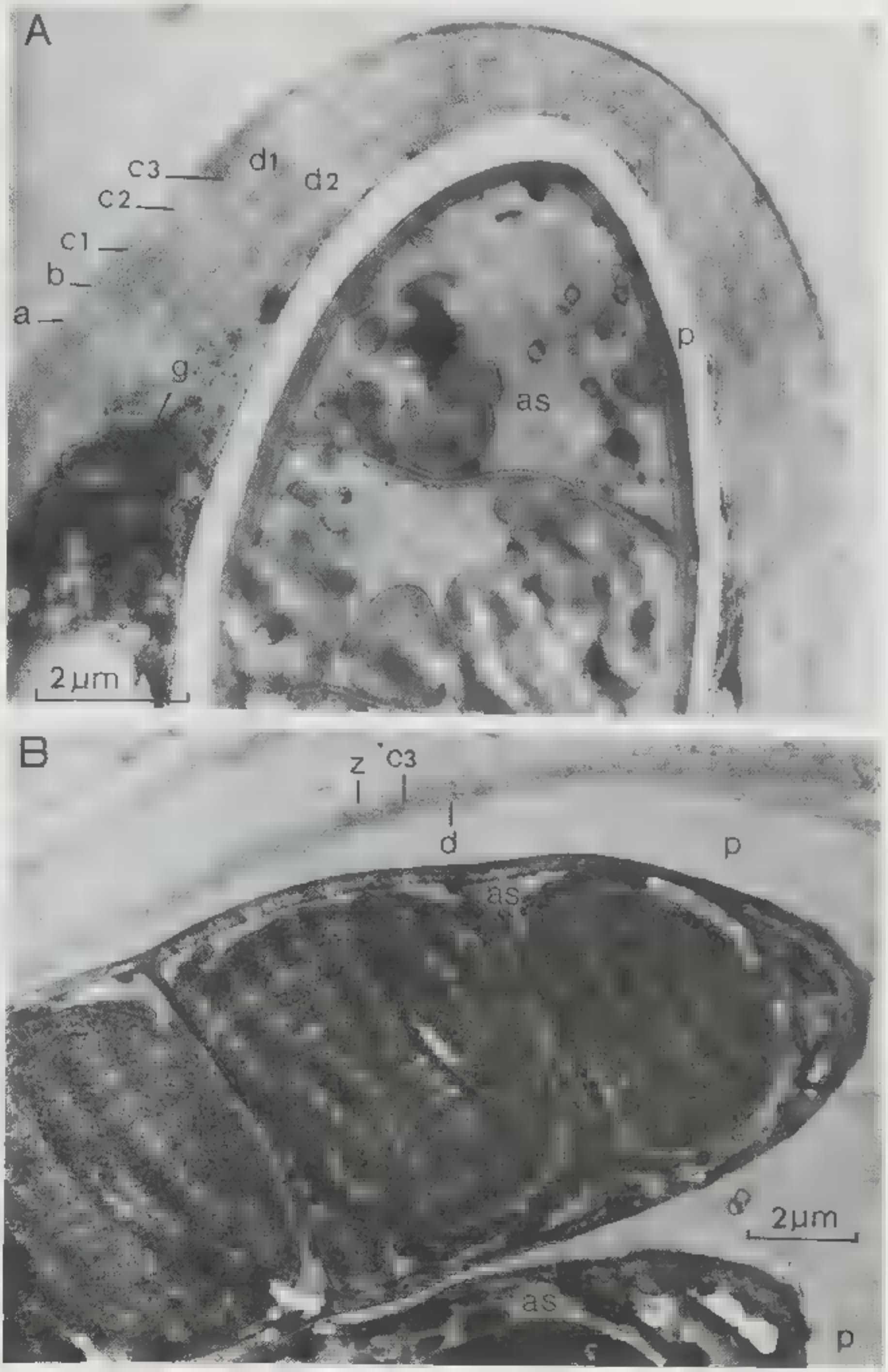

A
c3
d1
d2
c2
c1
b
a
g
g
p
as
2 µm
B
z
c3
d
p
as
2µm
as
p

Planche VI. — Asques au cours de la maturation des ascospores (Patag). — A : Stade de début de maturation des ascospores. Dans le dôme apical la couche d (endotunica), amincie, est nettement stratifiée; la chambre oculaire est très surbaissée. L'ascospore cloisonnée a une importante périspore transparente aux électrons. L'épiplasme est riche en glycogène. — B : Stade de fin de maturation des ascospores. La paroi latérale de l'asque est amincie. Les ascospores ont de volumineux globules lipidiques; leur périspore transparente aux électrons est très développée.

Tafel VI. — Asci mit reifenden Ascosporen (Patag). — A : Stadium am Beginn der Sporenreife. In der apikalen Kuppel ist die hier dünnere Wandschicht d (Endotunica) deutlich geschichtet; die «chambre oculaire» ist stark abgeflacht. Die septierte Ascospore ist von einem deutlichen, elektronentransparenten Perispor umgeben. Das Epiplasma ist reich an Glykogen. — B : Stadium am Ende des Reifungsprozesses der Ascosporen. Die Wand an den Flanken des Ascus ist dünn geworden. Die Ascosporenzellen enthalten voluminöse Lipidglobuli; ihr elektronentransparentes Perispor ist gut entwickelt.

Plate VI. — Asci during the maturation of the ascospores (Patag). — A : Stadium at the beginning of maturation of the ascospores. In the apical dome the d layer (endotunica) is thinner and clearly layered; the ocular chamber is now large and shallow. The septate ascospore has a well developed electron transparent perispore. Glycogen is abundant in the epiplasm. — B : Stadium at the end of the ascospore maturation. The lateral wall of the ascus is thinner. The ascospores have important lipid bodies and their electron transparent perispore is well developed.

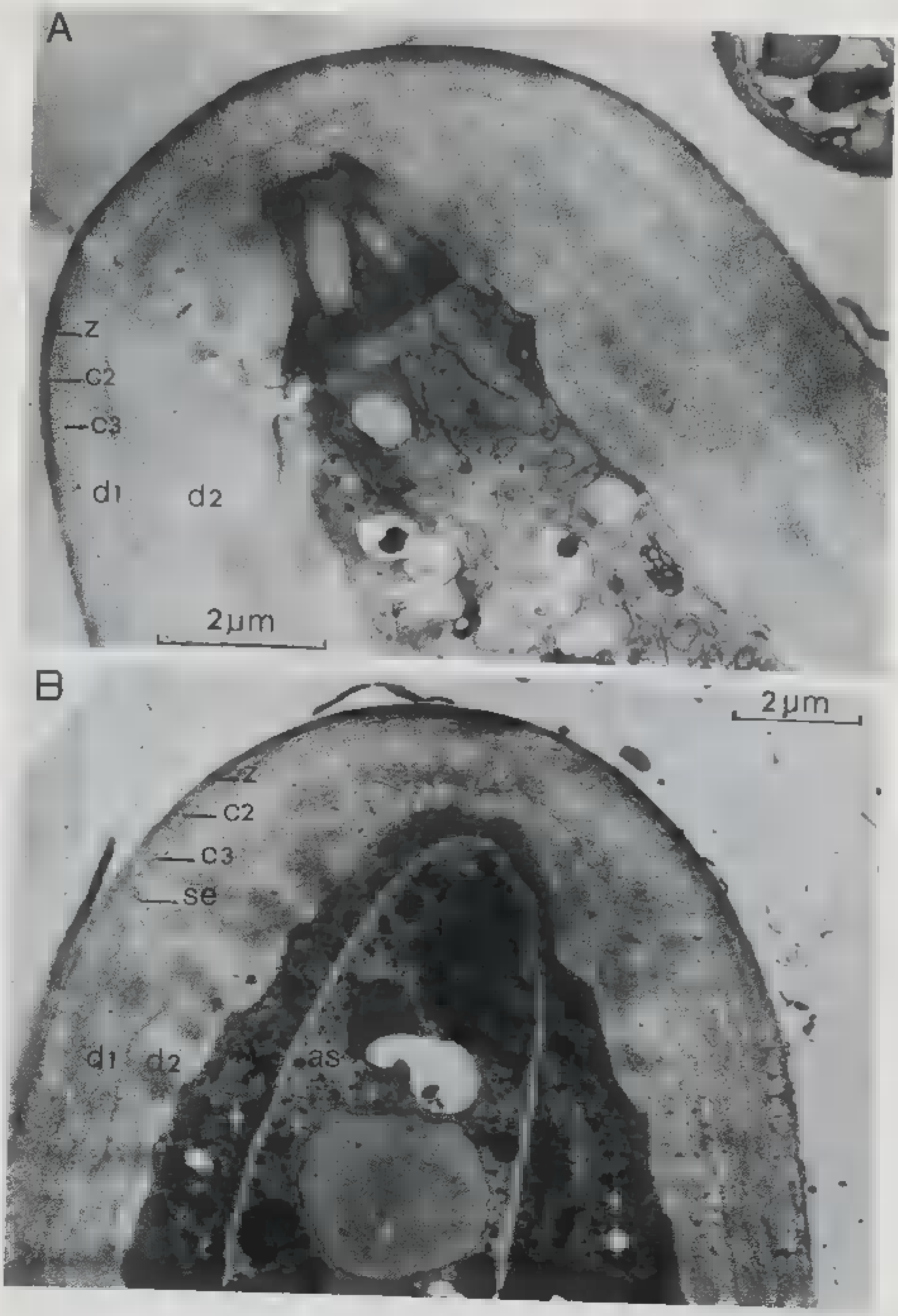

A
z
c2
c3
d1
d2
2µm
B
2µm
z
c2
c3
se
d1
d2
as

Planche VII. – Asque proche de la déhiscence (Patag). – A : Partie supérieure de l'asque. La stratification du dôme apical est effacée, et sa réactivité est faible. La périspore de l'ascospore très transparente aux électrons est bien développée (son épaisseur paraît artificiellement augmentée car l'ascospore est coupée de façon tangentielle et la périspore s'est un peu décollée de l'épiplasme au moment de la fixation). L'exotunica apicale est fortement réactive. – B, C : Paroi latérale de l'asque. Les divers constituants de l'exotunica sont bien distincts. Une ébauche de stratification apparaît dans la sous-couche c3. Dans l'endotunica on distingue les deux sous-couches d1 et d2 dans lesquelles on ne discerne pas de stratification.

Tafel VII. – Ascus kurz vor der Sporenabgabe (Patag). – A : Oberer Teil eines Ascus. Die Schichtung in der apikalen Kuppel ist verwischt und die Reaktivität ist gering. Das sehr elektronentransparente Perispore der Ascospore ist gut entwickelt (Dessen Dicke scheint durch tangentielle Schnittführung und dadurch, dass es sich im Augenblick der Fixierung etwas vom Epiplasma abgehoben hat, virtuell vergrössert). Die Exotunica ist apikal sehr reaktiv. – B, C : Wand an den Flanken des Ascus. Die verschiedenen Anteile der Exotunica sind deutlich sichtbar. Die Unterschicht c3 erscheint leicht gestreift. In der Endotunica kann man die beiden Unterschichten (d1, d2) unterscheiden, beide sind aber nicht lamelliert.

Plate VII. – Ascus just before dehiscence (Patag). – A : Upper part of the ascus. The apical dome is faintly reactive and shows no stratification. The perispore of the ascospore is well developed and very much transparent to the electrons. (With the tangential section of the ascospore the thickness of the perispore is artificially increased; the perispore has been somewhat separated from the epiplasm during the fixation). The apical exotunica is strongly reactive. – B, C : Lateral wall of an ascus. The different parts of the exotunica are well distinct. Some stratification is seen in the c3 underlayer. In the endotunica the two underlayers d1 and d2 are distinct; they show no stratification.

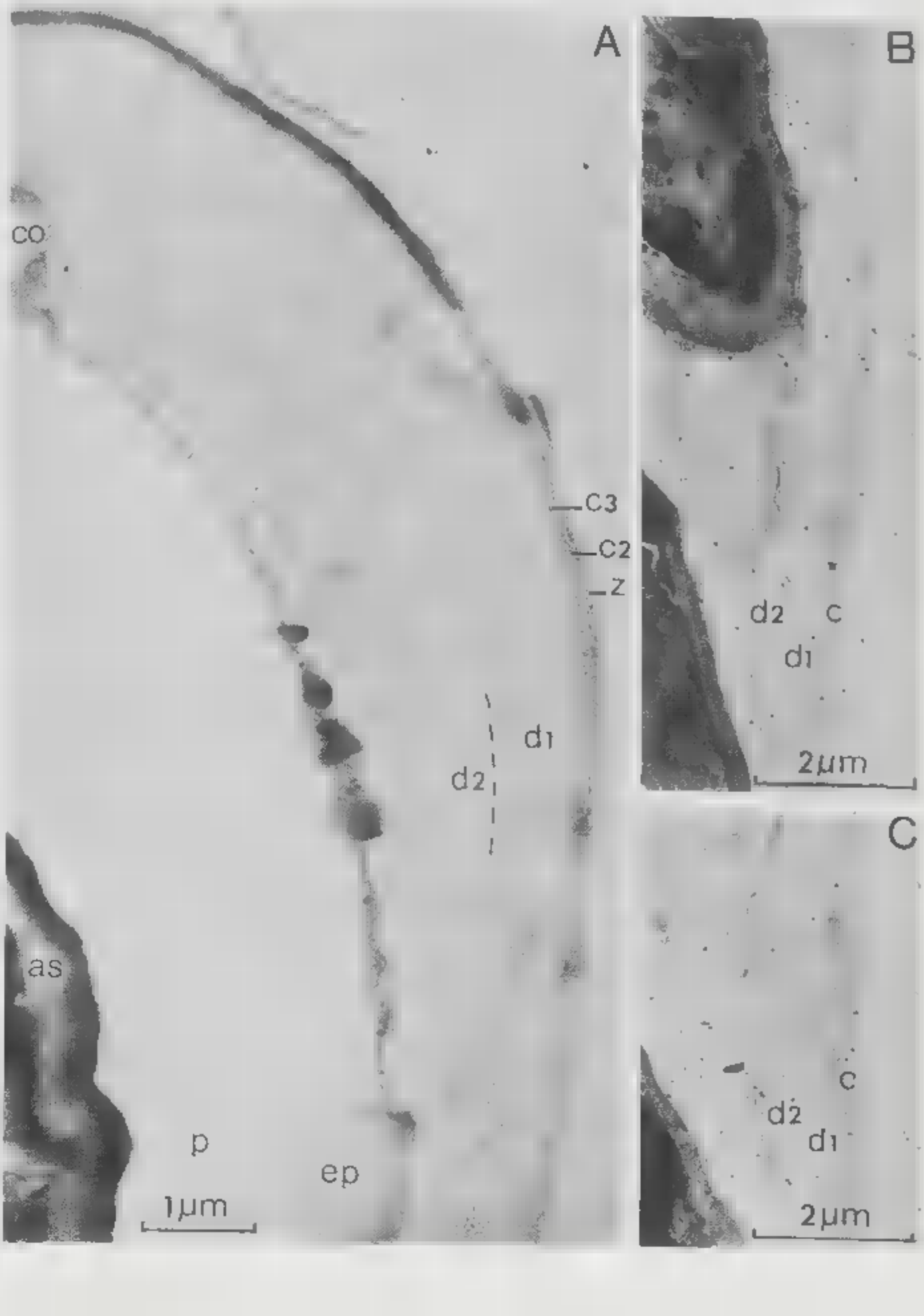

A
co
c3
c2
z
d1
d2
as
p
ep
1µm
B
d2
c
d1
2µm
C
c
d2
d1
2µm

Planche VIII. — Début de déhiscence de l'asque (Patag). — A : Ensemble, coupe oblique et paraxiale. L'endotunica peu réactive fait saillie hors de l'exotunica rompue et plus fortement Patag + (en particulier la strate externe de c3). La colorabilité de l'exotunica est anormale dans sa partie supérieure séparée de l'endotunica (voir le texte). — B : Détail de A.

Tafel VIII. — Ascus am Beginn der Sporenabgabe (Patag). — A : Übersicht (Schnitt schief und etwas ausserhalb der Längsachse). Die wenig reaktive Endotunica tritt gerade aus der gerissenen, stärker Patag-positiven Exotunica aus. Die Kontrastierbarkeit der Exotunica ist im oberen Teil, wo sie sich von der Endotunica gelöst hat, abnorm (siehe im Text). — B : Detail von A.

Plate VIII. — Beginning of the ascus dehiscence (Patag). — A : General view, oblique and paraxial section. Endotunica which is faintly reactive bursts out of the ruptured exotunica which is more firmly Patag + (specially the external layer of c3). The reactivity of the exotunica is abnormal in its upper part which is separated of the endotunica (see the text). — B : Detail of A.


A
ep
end
exo
as
p
2µm
B
c3
c2
z
se
as
d1
d2
2µm

Planche IX. — Déhiscence de l'asque (suite) (Patag). L'endotunica saillante n'est pas encore rompue. La déhiscence est typiquement fissituniquée. Autour de chaque ascospore la périspore est abondante et dense.

Tafel IX. — Ascus bei der Sporenabgabe (Fortsetzung) (Patag). Die austretende Endotunica ist noch nicht gerissen. Die Öffnungsweise ist typisch fissitunicat. Um jede Ascospore ist ein deutliches, dichtes Perispor entwickelt.

Plate IX. — Dehiscence of the ascus (continuation) (Patag). — The bursting endotunica is not yet ruptured. The dehiscence is typically fissitunicate. Around each of the ascospores the perispore is dense and abundant.




Source : MNHN, Paris

Planche X. — Asque au cours de la déhiscence (Patag). — A : Endotunica (couche d) dévaginée hors de l'exotunica. Les sous-couches d1 et d2 sont encore distinctes. — ■ et C : Détails de A. Dans l'exotunica la partie externe de la sous-couche c3 est particulièrement réactive. L'indentation marquant la rupture entre l'exotunica et l'endotunica se trouve sur l'emplacement de la lamelle claire qui est au contact de ces deux formations. Cette indentation peu profonde ne se prolonge pas vers la base de l'asque.

Tafel X. — Ascus im Zuge der Sporenabgabe (Patag). — A : Aus der Exotunica austretende Endotunica (Schicht d). Die Unterschichten d1 und d2 sind noch deutlich. — B, C : Details von A. In der Exotunica ist der äussere Teil der Unterschicht c3 besonders reaktiv. Der Schlitz, der die Rissstelle zwischen Exo- und Endotunica anzeigt, findet sich auf dem Niveau der hellen Lamelle, die im Kontaktbereich zwisvhen den beiden funktionellen Teilen vorhanden ist. Dieser wenig tiefe Schlitz verlängert sich nicht gegen die Ascusbasis.

Plate X. — Ascus during the dehiscence (Patag). — A : Endotunica (d layer) is devaginated out of the exotunica. The underlayers d1 and d2 are still distinct. — B and C : Details of A. In the exotunica the external part of the c3 underlayer is specially reactive. The indentation which results of the split between the exo- and the endotunica is at the place of the clear sheath which binded these two formations. This shallow indentation does not lengthen towards the ascus base.

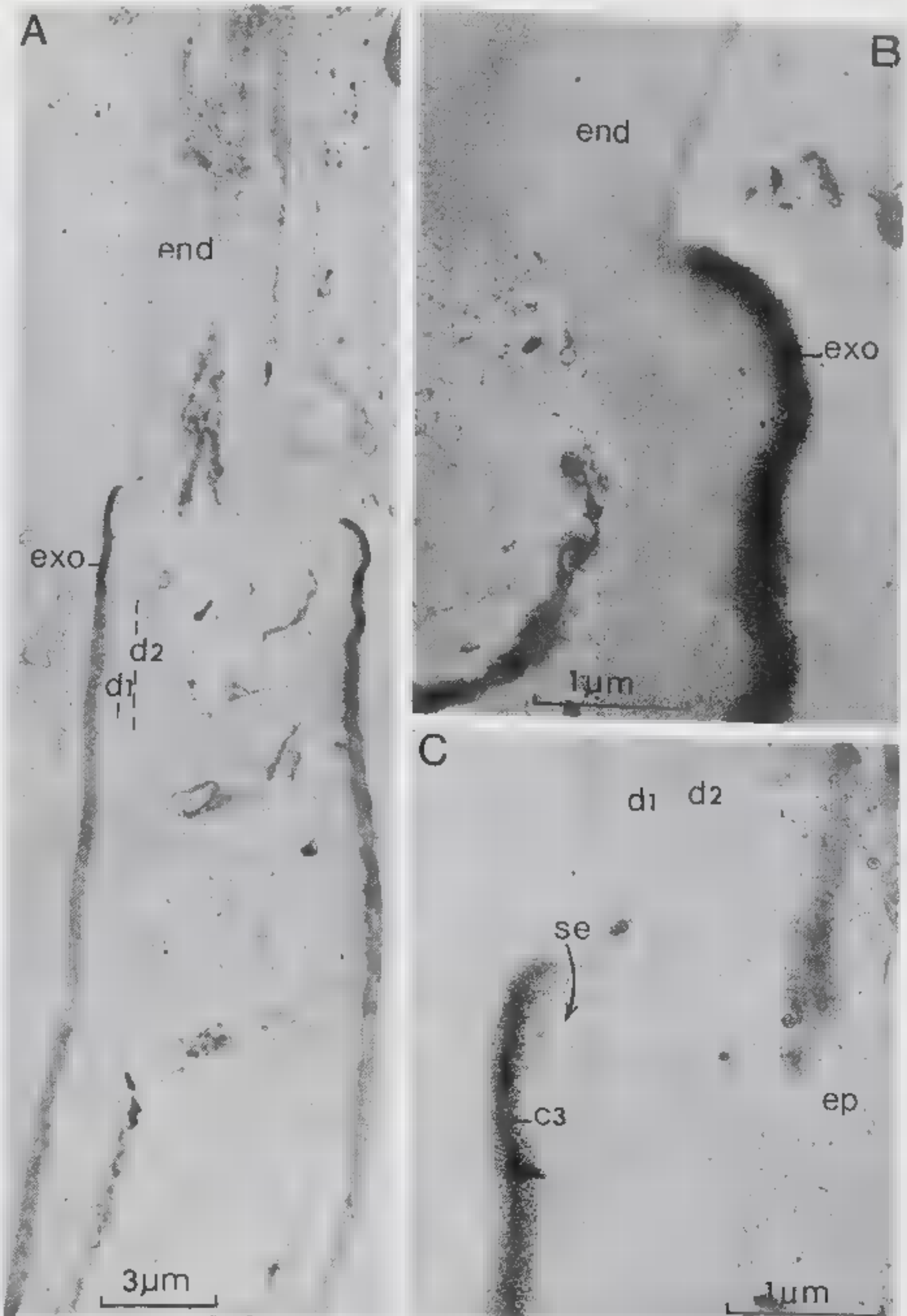
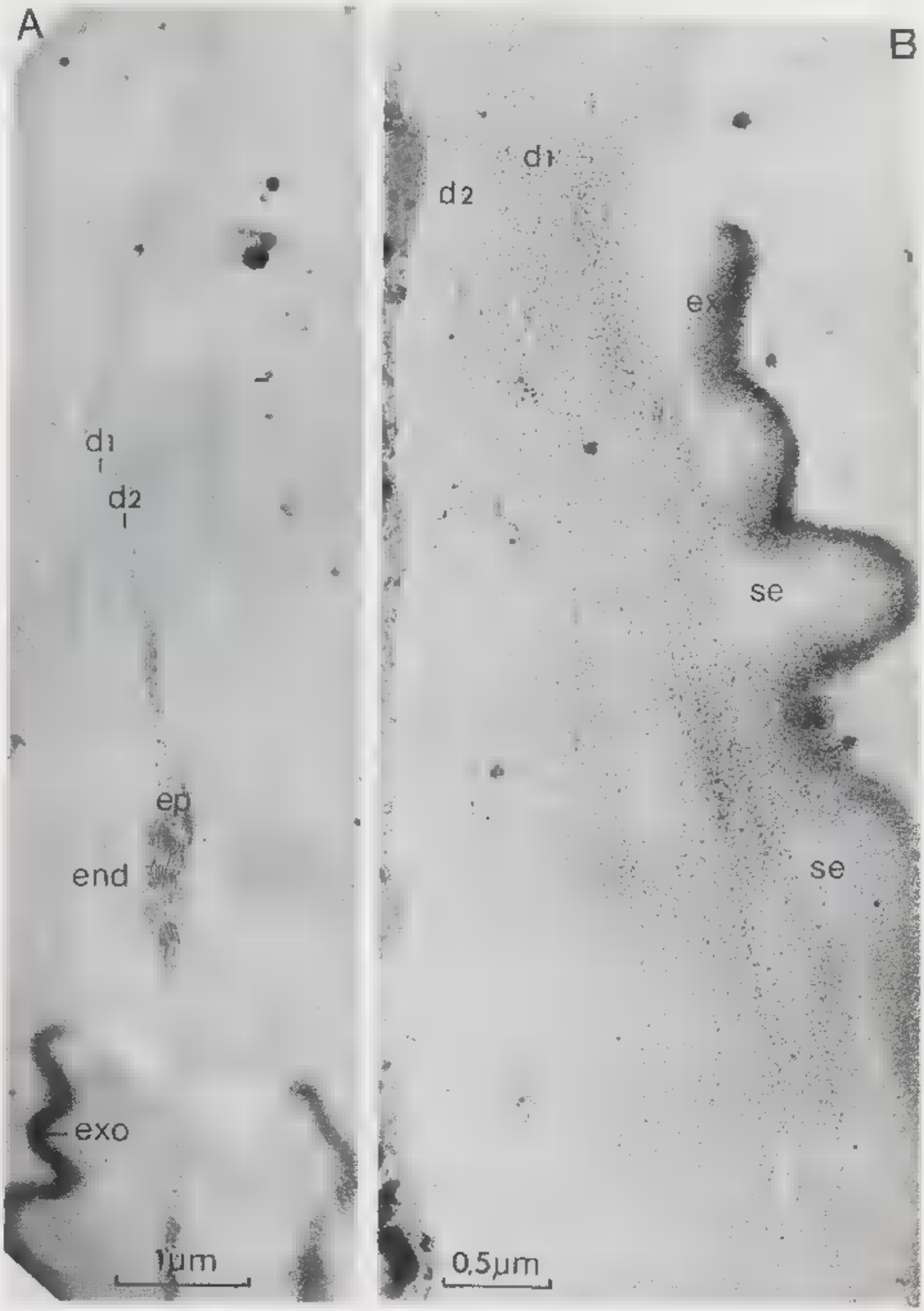

A
end
exo
d2
d1
3µm
B
end
exo
1µm
C
d1 d2
se
c3
ep
1µm

Planche XI. – Asque en fin de déhiscence (Patag). – A : Ensemble. – B : Détail. Endotunica et exotunica sont maintenant séparées sur toute la longueur de l'asque. L'exotunica épaissie [illegible] replie vers la base de l'asque. Dans l'endotunica on distingue mal les deux sous-couches d1 et d2.

Tafel XI. – Ascus nach der Sporenabgabe (Patag). – A : Übersicht. – B : Detail. Die Exo- und Endotunica haben sich nun auf der ganzen Länge des Ascus getrennt. Die verdickte Exotunica faltet sich gegen die Basis des Ascus hin zusammen. In der Endotunica sind die beiden Unterschichten (d1, d2) nur noch schlecht erkennbar.

Plate XI. – Ascus at the end of the dehiscence (Patag). – A : General view. – B : Detail. The endo- and the exotunica stay separated all along the ascus. The thickened endotunica is folded towards the base of the ascus. In the endotunica the two underlayers d1 and d2 are not clearly distinct.


A
d1
d2
ep
end
exo
1µm
B
d1
d2
ex
se
se
0,5µm